褐飞虱对水稻特异性挥发物的行为反应*

王晓辉** 金奕轩 王艳辉 钟燕妮 李立坤 陈法军***

（南京农业大学植物保护学院昆虫系，昆虫信息生态研究组，南京 210095）

摘 要 **【目的】** 本研究通过测试褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål)对水稻特异性挥发物的行为反应，研究水稻特异性挥发物对褐飞虱选择行为的影响，寻找出对褐飞虱有驱避或引诱功效的水稻挥发物成分，为稻田褐飞虱综合治理提供理论基础。**【方法】** 选择水稻十一烷、十六烷、十七烷、芳樟醇、植醇、2-乙基-1-葵醇、柠檬烯、月桂烯、壬醛、葵醛、2-十二酮、水杨酸甲酯 12 种挥发物，以正己烷作为溶剂分别配置 1、10 和 100 μL/mL 3 种浓度处理，采用四臂嗅觉仪测试 3 种浓度的 12 种水稻挥发物对褐飞虱行为反应。**【结果】** 发现 6 种水稻挥发物包括芳樟醇、水杨酸甲酯、植醇、壬醛、葵醛及 2-十二酮显著驱避褐飞虱，仅发现月桂烯 1 种水稻挥发物成分可显著引诱褐飞虱。其中，芳樟醇和水杨酸甲酯在测试的 3 个浓度中均显著驱避褐飞虱，依照由低到高浓度，褐飞虱对化合物的选择率相较于对照分别下降 92.3%、122.2%、242.9%（芳樟醇），57.1%、70.6%、188.9%（水杨酸甲酯），而其它 4 种驱避剂和 1 种引诱剂都在浓度达到 100 μL/mL 时才显著影响褐飞虱行为反应。**【结论】** 水稻中存在对褐飞虱具有较好驱避或引诱作用的特异性植物挥发物，可用于生产中开发有效植物源驱避剂或引诱剂用于水稻褐飞虱生态防控。

关键词 水稻；植物挥发物；褐飞虱；驱避或引诱；选择行为反应

Responses of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) to specific rice plant volatile organic compounds (VOCs)

WANG Xiao-Hui** JIN Yi-Xuan WANG Yan-Hui ZHONG Yan-Ni LI Li-Kun CHEN Fa-Jun***

(Insect-information Ecology Laboratory, Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract **[Objectives]** To provide a theoretical basis for the comprehensive management of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), in rice fields by investigating the behavioral responses of this pest to specific rice plant volatile organic compounds (VOCs). **[Methods]** The behavioral responses of *N. lugens* to a total of six substances, including alkanes, alkenes, alcohols, aldehydes, ketones and esters, and twelve compounds, including undecane, hexadecane, heptadecane, linalool, phytol, 2-hexyl-1-decanol, limonene, myrcene, nonanal, decanal, 2-dodecanone and methyl salicylate, in rice plant VOCs, were tested in a four-arm olfactometer at dosages of 1, 10 and 100 μL/mL with n-hexane as the solvent. **[Results]** Six VOCs, including linalool, methyl salicylate, phytol, nonanal, decanal and 2-dodecone, were found to be significantly repellant to *N. lugens*, whereas only one, laurene, was found to be significantly attractive. Linalool and methyl salicylate significantly repelled *N. lugens* at all three concentrations tested. The repellence of two VOCs increased with dosage; from 92.3% to 122.2% and 242.9% for linalool, and from 57.1% to 70.6% and 188.9% for methyl salicylate. The other four repellents and the single attractant significantly affected the behavior of *N. lugens* at concentrations of 100 μL/mL. [**Conclusion]** Specific rice plant VOCs are either repellent or attractive to *N. lugens*, and could therefore potentially be utilized to manufacture effective botanic repellents, or attractants, for the ecological control of *N. lugens* in rice fields.

Key words rice; plant volatile organic compounds (VOCs); brown planthopper; repellents or attrahents; selection behavioral response

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金（31871963）；国家重点研发计划（2017YFD0200400）

**第一作者 First author，E-mail：huihuisfs@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：fajunchen@njau.edu.cn

收稿日期 Received：2021-04-25；接受日期 Accepted：2021-11-12

褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål)是东南亚地区及我国稻区主要害虫之一，由于长期过量使用化学农药导致褐飞虱产生了高抗药性，且化学农药对天敌昆虫造成了一定威胁，破坏了生态系统的多样性和稳定性，从而使得褐飞虱近年来频繁暴发，给我国水稻生产带来巨大损失（Sun *et al.*，2012；Zhang *et al.*，2015）。为避免抗药性导致的害虫猖獗，除合理科学使用农药外，还应大力推广绿色防控和生物防治等害虫综合治理措施。目前，利用植物挥发物在农业生产中防治害虫已经有了一些成功的案例（Khan *et al.*，1997a；Pickett and Khan，2016）。

植物在生长发育过程中会向环境中散发挥发性有机化合物（Volatile organic compounds，VOCs），而植食性昆虫能够利用嗅觉来感受环境中的植物挥发物从而区分寄主植物和非寄主植物；同时，植物在受到植食性昆虫为害时会通过释放挥发性物质来影响“植物-植食性昆虫-天敌”三者之间的相互关系，从而保护自己免受植食性昆虫的侵害（Visser，1986；娄永根和程家安，2000；Dicke，2009；Allmann and Baldwin，2010；孙仲亨等，2019）。植物释放的挥发物具有驱避或引诱植食性昆虫的作用（Veyrat *et al.*，2016；Aartsma *et al.*，2017）。研究发现，从番茄叶片中提取的挥发物 2-十三烷酮可以抑制马铃薯长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* 取食，并导致其 24 h 后死亡（Musetti and Neal，1997）；被二化螟 *Chilo suppressalis* 为害过的水稻所释放的挥发物会驱避其雌成虫产卵（Jiao *et al.*，2018）；四季豆释放的角鲨烯和乙基苯在一定浓度范围内可以引诱西花蓟马 *Frankliniella occidentalis*（Qian *et al.*，2021）；天敌昆虫则会利用这些植物挥发物完成其寄主昆虫定位，如受绿盲蝽 *Apolygus lucorum* 为害过的蓖麻 *Ricinus communis* 释放的间伞花烃及 4-乙基苯乙酮可吸引红颈常室茧蜂 *Peristenus spretus*（Xiu *et al.*，2019）。此外，植物受到虫害后所释放的挥发物可以诱导临近植物进入防御状态，可见植物挥发物可以在植物间传递信号。目前已发现水杨酸甲酯、茉莉酮酸酯及吲哚等多种物质在植物之间承担着信号传递的功能（Shulaev *et al.*，1997；Chen *et al.*，2006；Erb *et al.*，2015）。

如何将具有驱避或引诱活性的植物挥发物纳入害虫综合防治（IPM）中以达到生态调控和综合控制害虫的目的，这一直是植物保护领域研究的热点问题（Rodriguez-Saona and Stelinski，2009）。Pyke 等（1987）在研究防治棉铃虫时提出了“推拉策略”（Push-pull strategy），即利用驱避剂将害虫赶出农田，同时利用引诱剂在农田周围诱集害虫后集中消灭，从而达到害虫的综合治理。在防治害虫上，利用“推拉策略”有直接使用活体植物挥发物组分及使用对应的化合物两种方式（Eigenbrode *et al.*，2016），如利用罗勒 *Ocimum gratissimum* 和马郁兰 *Origanum majorana* 的精油（推）与异烟酸乙酯（拉）防治烟蓟马 *Thrips tabaci*（Rob *et al.*，2007）。“推拉策略”同样在玉米田中应用，如苏丹草 *Sorghum vulgare sudanen* 释放的挥发物比玉米更能吸引螟虫产卵，而非寄主植物糖蜜草 *Melinis minutiflor* 可以有效驱避害虫，而几种作物的间作可以有效的达到害虫防治的目的（Khan *et al.*，1997b）。昆虫的寄主选择行为是“推拉策略”有效实施的理论基础。关于水稻挥发物对植食性昆虫与天敌寄主选择的影响已有研究报道，如水稻受到虫害后所释放的挥发物(E)-2-己烯醛、水杨酸甲酯、2-庚醇、芳樟醇等物质对水稻主要害虫褐飞虱有驱避作用（周强等，2004），褐飞虱在做寄主选择时偏爱二化螟或白背飞虱 *Sogatella furcifera* 取食过的水稻（刘芳等，2002；Wang *et al.*，2018），水稻释放的香叶基丙酮、正壬醇、*β*-石竹烯等单一化合物对稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae* 有引诱效果（李婷等，2018），而相较于健康水稻稻飞虱的天敌黑肩绿盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis* 更加偏爱褐飞虱为害过的水稻（Lou and Cheng，2001）。

本实验以水稻主要害虫褐飞虱为研究对象，综合已有研究共挑选出六大类 12 种水稻挥发物成分，以对应的化合物为研究对象配置了 1、10 和 100 μL/mL 3 个浓度水平，在室内利用四臂嗅觉仪测试褐飞虱成虫对这些化合物的选择行为

反应，寻找出对褐飞虱具有驱避或引诱功效的水稻挥发物成分，以开发有效的褐飞虱驱避剂或引诱剂，并服务于水稻生产中褐飞虱的综合防治。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

本研究选用褐飞虱采自江苏省农业科学院试验田（118.87 °N， 32.03 °E），室内在人工气候箱（RXZ-500C；宁波东南仪器厂；中国宁波）内以 30-60 日龄 TN1 稻苗饲养繁殖 40 代以上备用，培养箱参数设置为温度（26±1）℃、相对湿度 70%、光周期 L：D=14：10。

1.2 供试水稻挥发物

综合文献报道及本课题组前期研究基础，共挑选出六大类（即烷烃类、醇类、烯烃类、醛类、酮类、酯类）12 种水稻挥发物成分（十一烷、十六烷、十七烷、芳樟醇、植醇、2-乙基-1-葵醇、柠檬烯、月桂烯、壬醛、葵醛、2-十二酮、水杨酸甲酯）（表 1），以对应的化合物纯品（十七烷选自 Macklin 公司，2-十二酮选自 J&K Scientific 公司，其余化合物均选自 Aladdin 公司）代替以上水稻挥发物开展褐飞虱成虫的选择行为反应试验。本研究选用正己烷作为溶剂，实验前按照 1、10 和 100 μL/mL 3 个浓度比例将待测化合物与正己烷混合，每次测试滴加 100 μL 按比例配好的试剂，即测试化合物的体积分别为 0.1、1 和 10 μL。

1.3 选择行为试验装置

本试验所用的选择行为试验装置为四臂嗅觉仪（PSM4-150；南京普森仪器设备有限公司）。该装置由聚四氟乙烯材料制成，分为底座与盖板两部分，四壁嗅觉仪对角线长 35 cm，宽 29 cm，高 4.3 cm，两臂之间夹角为 90°，行为测试区域高 1.5 cm；另有流量计、洗气瓶、活性炭瓶、梨形瓶、抽气泵等几部分，各部分装置使用特氟龙管相连，四臂嗅觉仪中心为气泵接口，昆虫由此处释放。

表 1 供试水稻挥发物一览表

Table 1 List of rice plants volatiles for the test

水稻挥发物种类 Types of rice VOCs		CAS 号 CAS number	纯度 Purity	供应商 Supplier
烷烃类 Alkane	十一烷 Undecane	1120-21-4	99%	Aladdin
	十六烷 Hexadecane	15716-08-2	98%	Aladdin
	十七烷 Heptadecane	629-78-7	99%	Macklin
醇类 Alcohol	芳樟醇 Linalool	78-70-6	98%	Aladdin
	植醇 Phytol	150-86-7	90%	Aladdin
	2-乙基-1-葵醇 2-Hexyl-1-decanol Hexyl-1-decanol	2425-77-6	97%	Aladdin
烯烃类 Alkene	柠檬烯 Limonene	5138-86-3	95%	Aladdin
	月桂烯 Myrcene	123-35-3	90%	Aladdin
醛类 Aldehyde	壬醛 Nonanal	124-19-6	96%	Aladdin
	葵醛 Decanal	112-31-2	97%	Aladdin
酮类 Ketone	2-十二酮 2-Dodecanone	6175-49-1	99%	J&K Scientific
酯类 Ester	水杨酸甲酯 Methyl salicylate	119-36-8	99%	Aladdin

1.4 褐飞虱选择行为试验方法

褐飞虱对水稻挥发物的嗅觉行为反应实验均在四臂嗅觉仪内进行，四臂嗅觉仪顶部放置一台 25 W 的日光灯，避免光照对试虫的影响。所有的生物测定均在温度为（26±2）℃条件下进行，

测定时间在 8:00-17:00 之间。具体操作如下：

本实验设计四臂嗅觉仪对角的两端分别为处理区及对照区（另外对角的两臂封死不用），实验前将 100 μL 配好的化合物溶液滴加到滤纸上，对照则加 100 μL 正己烷溶液，分别将上述两种味源放入梨形瓶中。打开气泵，调节流量计至 200 mL/min，气流依次经由活性炭、蒸馏水、梨形瓶到达四臂嗅觉仪；打开日光灯使得光线均匀照射四臂嗅觉仪，每次试验前提前通气 3 min，使四臂嗅觉仪内气体达到稳定状态再放入褐飞虱进行试验。

试验前，挑选褐飞虱成虫在指型管（直径：长=1 cm: 5 cm）内饥饿处理 2 h，实验开始时，挑选活力较好的褐飞虱 20 头从四臂嗅觉仪正中央吸气口处放入，当褐飞虱进入嗅觉仪臂尾区域（以嗅觉仪进气口为圆心，8 cm 为半径的区域内），则认定褐飞虱对该区域气味有趋向性，若没有进入各气味区域内则认定褐飞虱不选择，选择 20 min 后，记录数据，每个化合物浓度重复 3 次。每组实验结束后，使用无水乙醇及蒸馏水清洁测试区域，每进行完一组实验后旋转四臂嗅觉仪 90° 一次以避免位置效应，每组实验前更换梨形瓶及自制诱芯。

1.5　数据处理

本研究采用 SPSS20.0（IBM Corporation，Armonk，NY，USA）软件进行数据处理和分析，具体采用独立样本 *t*-检验（Independent-sample *t*-test）对褐飞虱选择行为统计结果进行处理间差异显著性分析。所测结果采用 Excel 2010 进行作图分析。

2　结果与分析

2.1　褐飞虱对烷烃类水稻挥发物的选择行为反应

3 种烷烃类化合物（十一烷、十六烷及十七烷）对褐飞虱的行为反应均无显著影响（$P>0.05$）。褐飞虱对 1、10 和 100 μL/mL 十一烷的选择率分别为 28.3%、30%和 30%，对正己烷的选择率分别为 28.3%、31.6%、28.3%。褐飞虱对 1、10 和 100 μL/mL 十六烷的选择率分别为 25%、28.3%和 26.7%，对正己烷的选择率分别为 23.3%、31.7%、26.7%。褐飞虱对 1、10 和 100 μL/mL 十七烷的选择率分别为 25%、25%和 30%，对正己烷的选择率分别为 23.3%、26.7%和 30%（图 1）。

2.2　褐飞虱对醇类水稻挥发物的选择行为反应

3 个浓度的芳樟醇均对褐飞虱有显著驱避作用。其中，褐飞虱对 1、10 和 100 μL/mL 芳樟醇的选择率分别为 21.7%、15%和 11.7%，显著低于褐飞虱对正己烷的选择率 41.7%（$P<0.001$）、33.3%（$P<0.05$）和 40%（$P<0.01$）。此外，100 μL/mL 植醇对褐飞虱有显著性驱避作用，褐飞虱对 100 μL/mL 植醇的选择率为 20%，显著低于对正己烷 31.7%的选择率（$P<0.05$）。3 个浓度处理的 2-乙基-1-葵醇对褐飞虱的行为反应均无显著影响（$P>0.05$）；其中，褐飞虱对 1、10 和 100 μL/mL 的 2-乙基-1-葵醇的选择率分别为 30%、23.3%和 25%，对正己烷的选择率分别为 30%、21.7%和 25%（图 1）。

2.3　褐飞虱对烯烃类水稻挥发物的选择行为反应

3 个浓度柠檬烯对褐飞虱的行为反应均无显著影响（$P>0.05$）。褐飞虱对 1、10 和 100 μL/mL 柠檬烯的选择率分别为 21.7%、23.3%和 21.7%，对正己烷的选择率分别为 20%、21.7%和 23.3%。100 μL/mL 月桂烯对褐飞虱有显著性引诱作用，褐飞虱对 100 μL/mL 月桂烯的选择率为 40%，显著高于对正己烷的 28.3%的选择率（$P<0.05$）（图 1）。

2.4　褐飞虱对醛类水稻挥发物的选择行为反应

100 μL/mL 壬醛和葵醛对褐飞虱均有显著的驱避作用，其它浓度对褐飞虱行为反应则没有显著影响（$P>0.05$）。其中，褐飞虱对 100 μL/mL 壬醛的选择率为 18.3%，显著低于对正己烷的 43.3%的选择率（$P<0.01$）；褐飞虱对 100 μL/mL 葵醛的选择率为 23.3%，显著低于对正己烷的 45%的选择率（$P<0.05$）（图 1）。

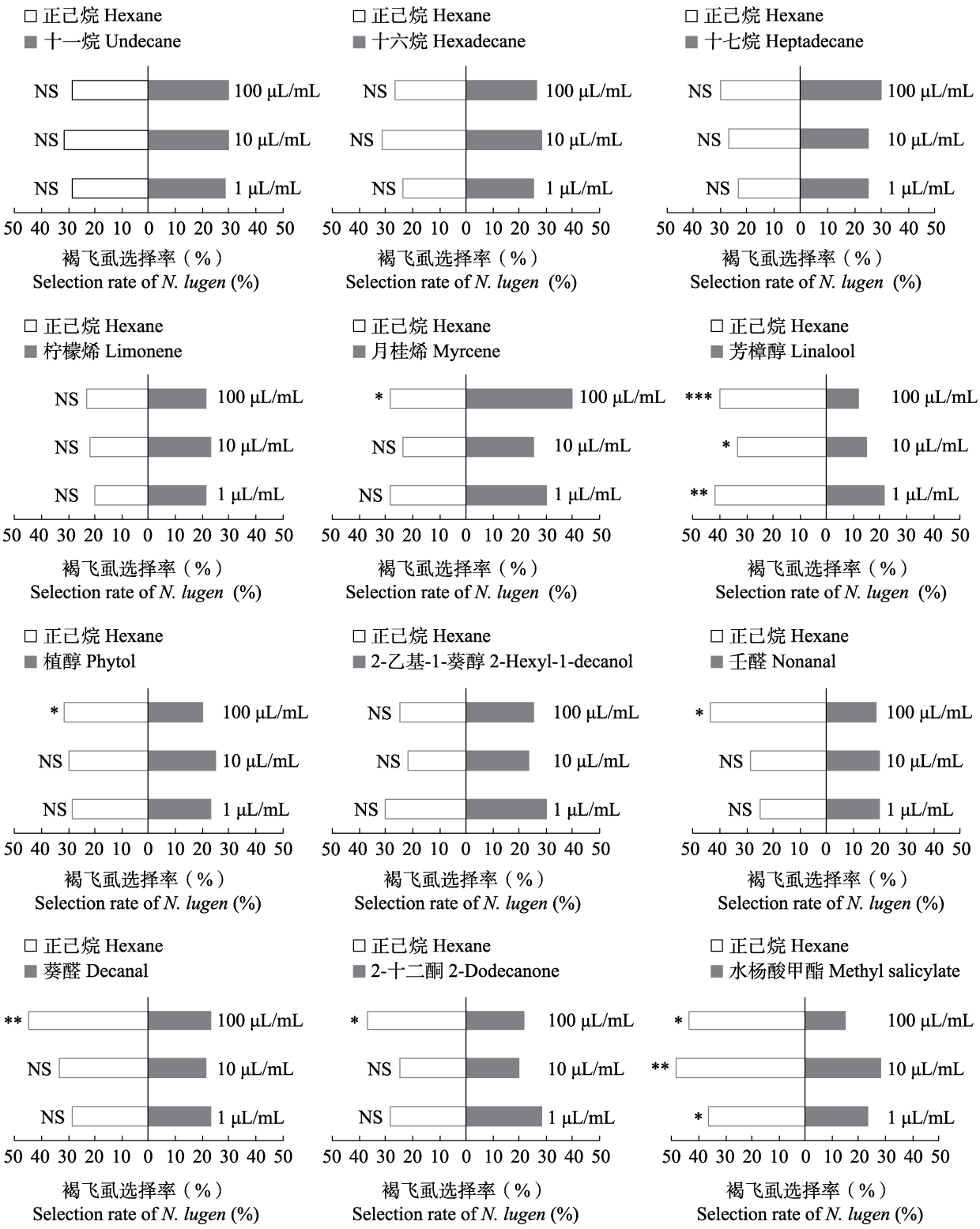

图 1　褐飞虱对 12 种水稻挥发物对应的化合物的选择率

Fig. 1　The selection rate of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* to 12 compounds in corresponding of the respective volatile organic compounds (VOCs) of rice plants

NS 表示差异不显著，$^{*}P<0.05$，$^{**}P<0.01$，$^{***}P<0.001$。

NS indicates no significant difference, $^{*}P<0.05$, $^{**}P<0.01$, $^{***}P<0.001$.

2.5　褐飞虱对酮类和酯类水稻挥发物的选择行为反应

100 μL/mL 的 2-十二酮对褐飞虱的驱避效果显著，褐飞虱对 100 μL/mL 的 2-十二酮的选择率为 21.7%，显著低于对正己烷的 36.7%的选择率（P<0.05）。另一方面，3 个浓度的水杨酸甲酯均对褐飞虱有显著驱避作用；其中，褐飞虱对 1、10 和 100 μL/mL 水杨酸甲酯的选择率分别为 23.3%、28.3%和 15%，显著低于对正己烷的 36.7%（P<0.05）、48.3%（P<0.01）和 43.3%（P<0.05）的选择率（图 1）。

3　结论与讨论

植物在受到植食性昆虫取食为害后所释放的挥发物组成会发生变化，这些挥发物包括烷烃、烯烃、萜类化合物、芳香族化合物、含氮化合物等（Arimura *et al.*，2005；War *et al.*，2011）。关于虫害诱导挥发物的研究大部分都在植物与寄主昆虫的天敌之间，天敌昆虫利用水稻释放的挥发物完成寄主定位，如褐飞虱的天敌拟环纹豹蛛 *Pardosa pseudoannulata*（肖榕等，2018）及稻虱缨小蜂（娄永根和程家安，1996）；也有研究发现水稻挥发物会对褐飞虱有驱避或者引诱作用，例如褐飞虱偏爱二化螟为害后的水稻（Hu *et al.*，2020）；水稻受到虫害后所释放的挥发物(E)-2-己烯醛、水杨酸甲酯、2-庚醇、芳樟醇等物质对褐飞虱有驱避作用（周强等，2004）。

本研究发现，在测试的 12 种水稻挥发物中，部分单一水稻挥发物的特定浓度对褐飞虱行为反应有显著影响，其余则影响不显著或没有影响。其中发现 6 种物质显著驱避褐飞虱，分别是芳樟醇、水杨酸甲酯、植醇、壬醛、葵醛及 2-十二酮，仅发现月桂烯一种物质可显著引诱褐飞虱。本研究筛选出对褐飞虱行为反应有显著影响的化合物会受到浓度因素影响，部分化合物浓度到达一定阈值时褐飞虱才能做出反应，如植醇、壬醛、葵醛、2-十二酮及月桂烯等几种物质仅在 100 μL/mL 时才对褐飞虱有显著影响，而水杨酸甲酯及芳樟醇在测试的 3 个浓度均显著驱避褐飞虱，且随着化合物浓度的升高趋避效果显著增强，依照由低浓度到高浓度，褐飞虱对芳樟醇的选择率相较于对照分别下降 92.3%、122.2%、242.9%，对水杨酸甲酯的选择率相较于对照分别下降了 57.1%、70.6%、188.9%，由此推断褐飞虱对各种化合物浓度的敏感性不同。研究发现褐飞虱对水稻挥发物的行为反应会受到物质种类、物质浓度及反应时间的影响（周强等，2004）。在对其它昆虫的研究中也有类似现象，如低浓度的 TMTT 可以吸引稻虱缨小蜂，而高浓度则表现为驱避（Hu *et al.*，2020）；Webster 等（2010）发现 9 种化合物分别可以单独驱避黑豆蚜 *Aphis fabae*，当将这 9 种物质组合起来时反而吸引黑豆蚜；在水稻上接种含有 3 种化学物质之一（Z-3-己烯醛、Z-3-己烯基乙酸酯、芳樟醇）或将以上物质混合后寄生蜂对褐飞虱卵的寄生作用明显增强（汪鹏和娄永根，2013）。本研究发现不同种类及浓度的水稻挥发物纯品会影响褐飞虱的行为反应，但并未测试组合挥发物对褐飞虱的影响，在水稻生长过程中释放的挥发物以何种组成及比例影响褐飞虱的行为反应还有待进一步研究。

本实验中对褐飞虱有驱避作用的芳樟醇、水杨酸甲酯、葵醛等物质还有许多影响其它昆虫行为反应的实例：如芳樟醇可以引诱褐飞虱天敌稻虱缨小蜂（Hu *et al.*，2020）及调节斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 免疫反应（Ghosh and Venkatesan，2019）；黑豆蚜对芳樟醇，水杨酸甲酯和葵醛等物质有触角电位反应（Webster *et al.*，2008）。寄主昆虫与天敌可以对同一种挥发物做出行为反应（汪鹏和娄永根，2013），Khan 等（2020）研究发现，β-石竹烯及反-十二-烯醇对褐飞虱有驱避作用，而反-十二烯醇和 D-柠檬烯对褐飞虱的天敌昆虫黑肩绿盲蝽有引诱作用；芫荽 *Coriandrum sativum* 及夹竹桃 *Nerium indicum* 的提取精油对褐飞虱天敌黑肩绿盲蝽有引诱作用，经 GC-MS 分析鉴定及嗅觉测试后发现其中有效成分是异石竹烯和反-2-十二烯醇（Liu *et al.*，2019）。植物挥发物在植物-寄主昆虫-天敌三者之间相互作用中扮演着重要角色，植物挥发物在生物防治方面具有潜在的应用价值（War *et al.*，

2011）；目前植物挥发物在田间的应用主要有利用缓释剂与粘版制成诱捕器、使用广谱性挥发物喷施引诱天敌、运用推拉策略综合调控等几种方法（孙晓玲等，2012）；此外，使用基因工程改变寄主植物的挥发物排放也可以有效防治害虫（Kos *et al.*，2013；Pickett and Khan，2016），如基因沉默后（E）-β-石竹烯排放减少的水稻品系上褐飞虱种群数量较普通水稻减少（Xiao *et al.*，2012）。在未来农业生产中，把植物释放的挥发性物质对昆虫的驱避与引诱能力与推拉策略相结合，从植物挥发物中筛选出适合驱避害虫的驱避剂与引诱天敌的引诱剂，可以有效的完成害虫的综合治理。

参考文献 (References)

Aartsma Y, Bianchi F, Werf W, 2017. Herbivore-induced plant volatiles and tritrophic interactions across spatial scales. *New Phytologist*, 216(4): 1054–1063.

Allmann S, Baldwin IT, 2010. Insects betray themselves in nature to predators by rapid isomerization of green leaf volatiles. *Science*, 329(5995): 1075–1078.

Arimura G, Kost C, Boland W, 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1734(2): 91–111.

Chen H, Jones AD, Howe GA, 2006. Constitutive activation of the jasmonate signaling pathway enhances the production of secondary metabolites in tomato. *Febs Letters*, 580(11): 2540–2546.

Dicke M, 2009. Behavioural and community ecology of plants that cry for help. *Plant Cell and Environment*, 32(6): 654–665.

Eigenbrode SD, Birch ANE, Lindzey S, Meadow R, Snyder WE, 2016. REVIEW: A mechanistic framework to improve understanding and applications of push-pull systems in pest management. *Journal of Applied Ecology*, 53(1): 202–212.

Erb M, Veyrat N, Robert CAM, Xu H, Frey M, Ton J, Turlings TCJ, 2015. Indole is an essential herbivore-induced volatile priming signal in maize. *Nature Communications*, 6: 6273.

Ghosh E, Venkatesan R, 2019. Plant volatiles modulate immune responses of *Spodoptera litura*. *Journal of Chemical Ecology*, 45(8): 715–724.

Hu XY, Su SL, Liu QS, Jiao YY, Peng YF, Li YH, Turlings TCJ, 2020. Caterpillar-induced rice volatiles provide enemy-free space for the offspring of the brown planthopper. *Elife*, 9: e55421.

Jiao YY, Hu XY, Peng YF, Wu KM, Romeis J, Li YH, 2018. Bt rice plants may protect neighbouring non-Bt rice plants against the striped stem borer, *Chilo suppressalis*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 285(1883): 20181283.

Khan MM, Huang Q, Wagan TA, Huang Q, Wagan TA, Hua HX, Cai WL, Zhao J, 2020. Behavioral response of *Nilaparvata lugens* (Stål), *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter and *Paederus fuscipes* Curtis to three synthetic volatile chemical compounds. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 23(2): 269–276.

Khan ZR, AmpongNyarko K, Chiliswa P, Hassanali A, Kimani S, Lwande W, Overholt WA, Picketta JA, Smart LE, Wadhams LJ, 1997a. Intercropping increases parasitism of pests. *Nature*, 388(6643): 631–632.

Khan ZR, Chiliswa P, Ampong-Nyarko K, Smart LE, Polaszek A, Wandera J, Mulaa MA, 1997b. Utilisation of wild gramineous plants for management of cereal stemborers in Africa. *International Journal of Tropical Insect Science*, 17(1): 143–150.

Kos M, Houshyani B, Overeem AJ, Bouwmeester HJ, Weldegergis BT, van Loon JJA, Dicke M, Vet LEM, 2013. Genetic engineering of plant volatile terpenoids: Effects on a herbivore, a predator and a parasitoid. *Pest Management Science*, 69(2): 302–311.

Li T, Wang CP, Jiang NN, Wei JQ, Mou JC, 2018. Attractiveness of rice plant volatiles to *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(3): 360–367. [李婷, 王成盼, 蒋娜娜, 尉吉乾, 莫建初, 2018. 水稻挥发物对稻虱缨小蜂的引诱效果研究. 应用昆虫学报, 55(3): 360–367.]

Liu F, Lou YG, Cheng JA, 2002. Mediations of rice volatiles of intra-and inter-specific relationships of brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) and whitebacked planthopper (*Sogatella furcifera*). *Chinese J. Rice Sci.*, 16(2): 162–166. [刘芳, 娄永根, 程家安, 2002. 稻株挥发物在调节褐飞虱、白背飞虱种内种间关系中的作用. 中国水稻科学,16(2): 162–166.]

Liu SY, Zhao J, Hamada C, Cai WL, Khan M, Zou YL, Hua HX, 2019. Identification of attractants from plant essential oils for *Cyrtorhinus lividipennis*, an important predator of rice planthoppers. *Journal of Pest Science*, 92(2): 769–780.

Lou YG, Cheng JA, 2001. Role of rice volatiles in the foraging behaviour of *Cyrtorhinus lividipennis* reuter. *Entomology Sinica*, 8(3): 240–250.

Lou YG, Cheng JA, 1996. Behavioral responses of Cerambycidae Delphacidae to volatiles from rice varieties. *Entomological Jouenal of East China*, 5(1): 60–64. [娄永根, 程家安, 1996. 稻虱缨小蜂对水稻品种挥发物的行为反应. 华东昆虫学报, 5(1): 60–64.]

Lou YG, Cheng JA, 2000. Herbivore-induced plant volatiles:

Primary characteristics, ecological functions and its release mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 20(6): 1097–1106. [娄永根, 程家安, 2000. 虫害诱导的植物挥发物: 基本特性、生态学功能及释放机制. 生态学报, 20(6): 1097–1106.]

Musetti L, Neal JJ, 1997. Toxicological effects of *Lycopersicon hirsutum* f. glabratum and behavioral response of *Macrosiphum euphorbiae*. *Journal of Chemical Ecology*, 23(5): 1321–1332.

Pickett JA, Khan ZR, 2016. Plant volatile-mediated signalling and its application in agriculture: Successes and challenges. *New Phytologist*, 212(4): 856–870.

Pyke B, Rice M, Sabine B, Zalucki MP, 1987. The push-pull strategy-behavioural control of Heliothis. *Australian Cotton Grower*, 9(1): 7–9.

Qian L, Huang ZJ, Liu H, Liu XW, Jin YX, Pokharel SS, Chen FJ, 2021. Elevated CO_2 mediated plant VOCs change aggravates invasive thrips occurrence by altering their host‐selection behaviour. *Journal of Applied Entomology*, 145 (8) : 777–788.

Rob VT, James DE, de Kogel WJ, Teulon DAJ, 2007. Plant odours with potential for a push-pull strategy to control the onion thrips, *Thrips tabaci*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 122(1): 69–76.

Rodriguez-Saona C, Stelinski L, 2009. Behavior-Modifying Strategies in IPM: Theory and Practice. Integrated Pest Management: Innovation-Development Process. Germany: Springer Netherlands. 263–315.

Shulaev V, Silverman P, Raskin I, 1997. Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature*, 385(6618): 718–721.

Sun B, Zhang LX, Yang LZ, Zhang FS, Norse D, Zhu ZL, 2012. Agricultural non-point source pollution in China: Causes and mitigation measures. *Ambio*, 41(4): 370–379.

Sun XL, Gao Y, Chen ZM, 2012. Behavior regulation of herbivores by herbivore induced plant volatiles (HIPVs). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(6): 1413–1422. [孙晓玲, 高宇, 陈宗懋, 2012. 虫害诱导植物挥发物(HIPVs)对植食性昆虫的行为调控. 应用昆虫学报, 49(6): 1413–1422.]

Sun ZX, Song YY, Zeng RS, 2019. Advances in studies on intraspecific and interspecific relationships mediated by plant volatiles. *Journal of South China Agricultural University*, 40(5): 166–174. [孙仲享, 宋圆圆, 曾任森, 2019.植物挥发物介导的种内与种间关系研究进展. 华南农业大学学报, 40(5): 166–174.]

Veyrat N, Robert CAM, Turlings TCJ, Erb M, 2016. Herbivore intoxication as a potential primary function of an inducible volatile plant signal. *Journal of Ecology*, 104(2): 591–600.

Visser JH, 1986. Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 31: 121–144.

Wang P, Lou YG, 2013. Screening and field evaluation of synthetic plant volatiles as attractants for *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang, an egg parasitoid of rice planthoppers. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(2): 431–440. [汪鹏, 娄永根, 2013. 稻飞虱卵期寄生蜂稻虱缨小蜂引诱剂的筛选与田间试验. 应用昆虫学报, 50(2): 431–440.]

Wang XY, Liu QS, Meissle M, Peng YF, Wu KM, Romeis J, Li YH, 2018. Bt rice could provide ecological resistance against nontarget planthoppers. *Plant Biotechnology Journal*, 16(10): 1748–1755.

War AR, Sharma HC, Paulraj MG, War MY, Ignacimuthu S, 2011. Herbivore induced plant volatiles: Their role in plant defense for pest management. *Plant Signaling & Behavior*, 6(12): 1973–1978.

Webster B, Bruce T, Dufour S, Birkemeyer C, Birkett M, Hardie J, Pickett J, 2008. Identification of volatile compounds used in host location by the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Journal of Chemical Ecology*, 34(9): 1153–1161.

Webster B, Bruce T, Pickett J, Hardie J, 2010. Volatiles functioning as host cues in a blend become nonhost cues when presented alone to the black bean aphid. *Animal Behaviour*, 79(2): 451–457.

Xiao R, Cao SY, Wu H, Zhang GR, 2018. Identification of the attractive compounds for wolf spider *Pardosa pseudoannulata* from the herbivore-induced rice volatiles. *Journal of Plant Protection*, 45(5): 1021–1027. [肖榕, 曹营帅, 武韩, 张古忍, 2018.从虫害诱导水稻挥发物中筛选对拟环纹豹蛛有引诱活性的化合物. 植物保护学报, 45(5): 1021–1027.]

Xiao Y, Wang Q, Erb M, Turlings TCJ, Ge L, Hu L, Li J, Han X, Zhang T, Lu J, Zhang G, Lou Y, 2012. Specific herbivore-induced volatiles defend plants and determine insect community composition in the field. *Ecology Letters* 15(10): 1130–1139.

Xiu CL, Dai WJ, Pan HS, Zhang W, Luo SP, Wyckhuys KAG, Yang YZ, Lu YH, 2019. Herbivore-induced plant volatiles enhance field-level parasitism of the mirid bug *Apolygus lucorum*. *Biological Control*, 135(12): 41–47.

Zhang X, Xu QJ, Lu WW, Liu F, 2015. Sublethal effects of four synthetic insecticides on the generalist predator *Cyrtorhinus lividipennis*. *Journal of Pest Science*, 88(2): 383–392.

Zhou Q, Xu T, Luo SM, 2004. Effects of rice volatile infochemicals on insects. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15(2): 345–348. [周强, 徐涛, 骆世明, 2004. 水稻挥发性信息化合物对昆虫的作用. 应用生态学报, 15(2): 345–348.]